Verspreiding en habitat van de stronkmier, *Formica truncorum* Fabricius (Hymenoptera: Formicidae)

A. A. MABELIS

MABELIS, A. A., 1987. DISTRIBUTION AND HABITAT OF *FORMICA TRUNCORUM* FABRICIUS (HYMENOPTERA: FORMICIDAE). - *ENT. BER., AMST.* 47(9): 129-136.

Abstract: Formica truncorum takes an isolated position in The Netherlands; it occurs on the edge of its distribution range. All Dutch colonies are monodomous and probably monogynous. However, in other areas *F. truncorum* may be polygonous and polydomous. It is argued that polygony (and hence polydomy) will develop more often in decentralized nesting systems, having adaptive value in stable habitats surrounded by unsuitable biotopes. Conversely, for daughter queens of colonies inhabiting unstable habitas, such as (decaying) tree trunks and grass tussocks; staying in the nest is more risky than leaving it. This will lead to high turnover rates of colonies and a relatively high dispersion effort. This theory explains the scattered nest distribution of *F. truncorum* in large parts of Europe, hence its occurrence near Ommen. An additional explanation for its scattered distribution pattern is that the populations may be remnants from colder periods in the past. This is supported by the co-occurrence of other boreo-alpine species at the Ommen location.

Rijksinstituut voor Natuurbeheer, Kasteel Broekhuizen, 3956 NS Leersum.

Inleiding

In ons land is de stronkmier tot dusverre alleen gevonden op de Sallandse Heuvelrug (bij Ommen en Rijssen) en op de dekzanden die in de laatste ijstijd bij Ommen zijn afgezet. Sinds het nest bij Rijssen is verdwenen zou Ommen als enige locatie overgebleven zijn (Mabelis et al., 1986). De Nederlandse populatie blijkt daarbij een geïsoleerde positie in te nemen (fig. 1). Voor zover bekend ligt de dichtsbijzijnde vindplaats in Duitsland op een afstand van zo'n 200 km van Ommen. In België zou de soort ontbreken (Bondroit, 1918; Gaspar, 1970; Van Boven, 1977). Weliswaar is het Europese laagland niet overal even intensief op bosmierennesten onderzocht, maar de kans dat

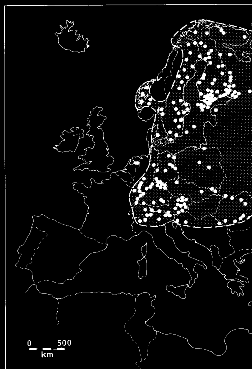


Fig. 1. Verspreiding van *Formica truncorum* in Europa naar Gösswald et al. (1965), aangevuld met recente verspreidingsgegevens van: Baroni Urbani & Collingwood (1977), Buschinger (1975, 1979), Czechowski (pers. comm.), Klimetzek (1973), Otto (1968a, b), Preuss (1979), Wolf (1970), Ronchetti (1965), Rosengren (pers. comm.), Wuorenrinne (pers. comm.), Mabelis (ongepubl.).

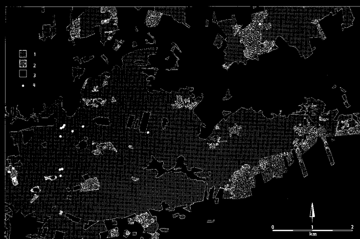


Fig. 2. Verspreiding van *Formica truncorum* bij Ommen. (Distribution of *F. truncorum* near Ommen); 1. Bos (woodland), 2. heide-heidegrasland (heathland-grassy heathland), 3. cultuurland (cultivated land), 4. nest of *Formica truncorum*.

de stronkmier ook in andere delen van Nederland zal worden gevonden is niet erg groot, aangezien ons land de laatste jaren intensief op bosmierennesten is onderzocht (Mabelis, 1984).

De vraag rijst of de Nederlandse stronkmierenpopulatie een restant is uit vroeger tijden of dat het hier gaat om een betrekkelijk recente vestiging. Alvorens nader op deze vraag in te gaan zullen achtereenvolgens verspreiding, habitat en verbreiding van de soort worden besproken.

Verspreiding

Het verspreidingsgebied van de stronkmier bestrijkt een groot deel van Noord- en Midden-Europa en reikt oostelijk tot ver in Siberië (fig. 1). In het noorden is de soort zeer algemeen: in Finland komt de stronkmier in vrijwel iedere gemeente voor (R. Rosengren, H. Wuorenrinne, pers. comm.). In Midden-Europa ontbreekt hij echter in grote delen van zijn verspreidingsgebied; alleen in het berg- en heuvelland komt de soort hier en daar voor, zoals in de Vogezen (Kneitz et al., 1961), het Zwarte Woud (Klimetzek, 1973) en de Eifel (Buschinger, 1975; Preuss, 1979). Plaatselijk schijnt de soort zelfs vrij algemeen te zijn, zoals in het Elbezandsteengebergte (Samsinak, 1956). In het Europese laagland komt de stronkmier echter slechts zeer sporadisch voor: onder andere bij Darmstadt in West-Duitsland (Buschinger, 1979), bij Wolgast, Templin, Eberswalde, Gransee, Strausberg, Zerbst in Oost-Duitsland (Otto, 1968a) en bij Ommen in ons land. Op grond van het verspreidingspatroon kan de soort worden gekarakteriseerd als boreo-alpien.

Habitat

De relatief hoog gelegen zandgronden bij Ommen, waar de stronkmier voorkomt, zijn grotendeels met bos bedekt (fig. 2). De nesten komen uitsluitend in open terreinen voor, zij het meestal nabij de bosrand of een groep bomen. De vegetatie bestaat doorgaans uit min of meer grasrijke heide: struikheide (*Calluna vulgaris* (L.) Hull) en blauwe bosbes (*Vaccinium myrtillus* L.), plaatselijk gedomineerd door bochtige smele (*Deschampsia flexuosa* (L.) Trin.)

Verreweg de meeste nesten liggen op het zuiden: een zuidhelling in het terrein of een op het zuiden gelegen talud van een wegberm. Bovendien zijn veel nesten tegen een stronk of liggende stam aangebouwd, i.c. 14 van de 18 nesten (= 78%). In vrijwel alle gevallen betreft het stronken van de grove den (*Pinus sylvestris* L.) Deze komen vrij talrijk in het gebied voor, dank zij de stormen van 1972-73. De overige vier nesten zijn aangebouwd tegen een graspol van bochtige smele.

Vergeleken met de drie andere bosmieresoorten bouwt de stronkmier zijn nest nogal slordig: een hoop dennenaalden en takjes waarin nauwelijks structuur valt te ontdekken (fig. 4). Volgens Katô (1939) en Rosengren et al. (1985) is de stronkmier dan ook niet goed in staat om de nesttemperatuur constant op een hoog niveau te houden. Een regulatiesysteem waarbij enerzijds warmte kan worden geproduceerd (Coenen-Stass et al., 1980; Kneitz, 1964) en anderzijds warmte kan worden afgevoerd door nestopeningen te vergroten, functioneert bij de stronkmier waarschijnlijk slechter dan bij andere bosmierensoorten. Aangezien de nesttemperatuur alleen goed kan worden gereguleerd bij een goede vochthuishouding (Horstmann & Schmid, 1986) is de aanwezigheid van een goede vochtgradiënt van groot belang voor de nestbevolking. Een slechte temperatuurhuishouding kan dus zowel het gevolg zijn van een gebrekkige nestbouw, als van een ongunstige nestplaats. Verder is ook de nestgrootte van belang. Nesten van de stronkmier zijn doorgaans veel kleiner dan die van de andere bosmieresoorten, hetgeen onder andere samenhangt met een geringere bevolkingsgrootte. Ook hierdoor zal er minder warmte in het nest kunnen worden geproduceerd (Steiner, 1924; Brandt, 1980a). Het gebrekkige vermogen om nestwarmte vast te houden zou de sterke voorkeur van de stronkmier kunnen verklaren voor niet al te droge nestplaatsen (stronken), waar tevens zoveel mogelijk zonnewarmte kan worden opgevangen. In 1985 vond ik in Z.O. Polen grote stronkmierennesten in een met heide begroeid hoogveengebied. Het betrof hier grote strooiselnesten die in uiterlijk nauwelijks afweken van *F. rufa*-nesten in soortgelijke biotopen. De mieren foerageerden vooral in berk (*Betula pubescens* Ehrh.), grove den en fijnspar (*Picea abies* (L.) Karsten), die op relatief droge plekken groeiden. De nabijheid van bomen is voor de stronkmier van groot belang. Voor hun voedsel zijn ze immers mede aangewezen op het koolhydraatrijke uitscheidingsprodukt van bladluizen, die zich in bomen ophouden.

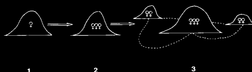


Fig. 3. Ontwikkeling van een monogyne in een polygyne kolonie. (Development of a monogynous into a polygynous colony); 1. monogyn en monodoom, 2. polygyn en monodoom, 3. polygyn en polydoom.

Bij Ommen werden vooral bladluizen gemolken in berk, zomereik (*Quercus robur* L.), grove den en fijnspar. Desondanks liepen er geen duidelijke mierenpaden van het nest naar deze voedselbronnen toe. Bij de andere bosmieresoorten is dit regel. Ook Rosengren et al. (1985) hebben op dit verschil gewezen.

Verbreiding

Stronkmieren kunnen zich verbreiden door middel van jonge gevleugelde koninginnen, die alleen 's zomers uitvliegen; bij *F. rufa* en *F. polyctena* vindt de bruidsvlucht in het voorjaar plaats. Na de paring kunnen ze proberen zelf een volk te stichten of zich weer in het moedernest te laten opnemen. Opname van bevruchte dochters in het moedernest blijkt onder bepaalde omstandigheden nogal eens voor te komen. Dit houdt in dat een monogyn volk zich kan ontwikkelen tot een polygyn volk door meer koninginnen in het nest toe te laten. Zo'n polygyn volk heeft de mogelijkheid om dochternesten af te splitsen met medeneming van bevruchte koninginnen. Het resultaat is een polydome kolonie (fig. 3).

De stronkmierennesten bij Ommen zijn betrekkelijk klein en liggen geïsoleerd. Waarschijnlijk bevatten deze monodome kolonies slechts één koningin. Het lukte in ieder geval niet om meer dan één jonge gevleugelde koningin van een zelfde volk te laten adopteren door twee groepen van 300 werksters die van het moedernest waren afgezonderd. Door elk van de werkstergroepen werd slechts één koningin aangenomen: de overige koninginnen (beide malen 9) werden gedood.

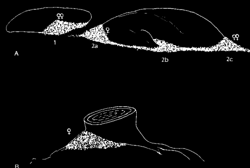


Fig. 4. Nesten van *Formica truncorum*. A. langs en onder grote stenen (in Finland); de polydome kolonie bestaat uit twee nesten die beide koninginnen bevatten. (Under and around large stones (in Finland); the polydomous colony consists of two nests, both containing queens). B. Nest tegen een boomstronk met één koningin (nest against a tree trunk, containing one queen).

Ook pogingen om twee koninginnen van een vreemd nest door een monogyn volk te laten adopteren mislukten: ze werden beide gedood, hoewel vreemde werksters wel werden geaccepteerd (R. Zaaijer, pers. comm.).

Zekerheid omtrent het aantal koninginnen kan worden verkregen door de nesten uit te graven, een methode die in een gebied waar de soort sporadisch voorkomt uiteraard niet te verantwoorden is. Op een aantal rotseilandjes voor de Finse zuidkust, waar de stronkmier algemeen is, werden door Rosengren et al. (1985) een achttal nesten uitgegraven om het aantal inwoners te bepalen. Het aantal koninginnen bleek te variëren van 0(1)-15 per nest. Ook het aantal werksters liep nogal uiteen: van een klein nest werd het aantal geschat op ca. 3000, van een middelgroot nest op ca. 10.000 en van een zeer groot nest op 70.000. De nesten bij Ommen vallen in de categorieën klein-middelgroot. Het foerageergebied is dan ook beperkt van omvang: meestal niet meer dan 200 m^2.

Wasmann (1909), Lange (1958) en Betrem (1960) vonden uitsluitend geïsoleerde nesten en veronderstelden mede op grond hiervan dat de stronkmier monogyn is. Later vonden Kutter (1963) en Preuss (1979) (resp. in Zwitserland en W. Duitsland) echter een aantal polygyne nesten, die samen een kolonie vormden. In Finland blijken polydome kolonies zelfs algemeen voor te komen. Het nestmateriaal ligt dan meestal langs rotsrichels en tussen rotsspleten (fig. 4A), terwijl geïsoleerd gelegen nesten hier vaak tegen een stronk zijn aangebouwd, zoals ik dat ook in Denemarken, Duitsland, Polen en Nederland heb waargenomen (fig. 4B). De verspreide ligging van het nestmateriaal langs rotsspleten bij een polydoom nestsysteem maakt het onderscheid tussen afzonderlijke nesten soms arbitrair. Voor zover nestkoepels verbonden zijn met nestmateriaal zouden we van een enkel nest kunnen spreken, te meer daar het rotsblok waar de nestkoepels tegenaan liggen een soortgelijke functie vervult (Brandt, 1980b). Nesten waartussen regelmatig werksters en broed worden uitgewisseld, behoren tot een zelfde polydome kolonie. De in figuur 4A getekende polydome kolonie bestaat dus uit 2 nesten die beide broed bevatten (1 en 2a-c).

Sommige nesten zijn permanent bewoond, terwijl andere slechts tijdelijk worden gebruikt als zomer- of winternest. Op deze wijze kunnen mieren snel inspelen op veranderingen in de omgeving: verlaten nesten kunnen later weer worden bevolkt. Het polydome nestsysteem is dus erg flexibel en wordt gekenmerkt door een hoge turnoversnelheid van bewoonde nesten (Rosengren et al., 1985). Ook Higashi (1976) maakt melding van een hoge turnoversnelheid van bewoonde nesten binnen een grote polydome kolonie van een nauw verwante soort in Japan (i.c. *Formica yessensis* Forel) en vergelijkt dit met de turnoversnelheden van andere bosmieresoorten (Klimetzek, 1972). Volgens mij heeft het echter alleen zin om turnoversnelheden te vergelijken van monodome volken die verschillen in het aantal koninginnen dat ze bezitten. Zulke volken zullen nesten die ze hebben verlaten niet meer betrekken en nieuwe nesten zullen in de regel ontstaan door de activiteit van bevruchte koninginnen en niet door die van de werksters, zoals bij polydome volken gebruikelijk

is. De gegevens van Klimetzek (1973), die de veranderingen volgde in de verspreiding van *F. truncorum* in het Zwarte Woud, wijzen erop dat de turnoversnelheid van bewoonde nesten van monodome volken groot zou kunnen zijn (fig. 5). De stronkmier lijkt er zich goed te kunnen handhaven: van 1966-1978 nam het aantal nesten zelfs toe van 2 tot 10 (Klimetzek, 1981). Het nadeel van een grotere uitsterfkans van een monogyn volk ten opzichte van een polygyn volk (Mabelis, 1986) zou gecompenseerd kunnen worden door een beter verbreidingsen/of vestigingsvermogen.

Discussie

Een goed verbreidings- en/of vestigingsvermogen zou passen bij een overlevingsstrategie in een veranderlijke omgeving. Middels bevruchte koninginnen zouden geschikte, maar nog onbewoonde habitats snel kunnen worden gekoloniseerd. Toch wijzen de beschikbare gegevens er niet op dat de stronkmier over een goed verbreidingsvermogen beschikt. In het Zwarte Woud vond de verbreiding in drie jaar tijd over slechts enkele kilometers plaats en bovendien hebben bosmierkoninginnen de reputatie slechte vliegers te zijn. (Sajó, 1908; Pamilo, 1978; Rosengren et al., 1985). Alleen bij gunstige wind zouden koninginnen over grote afstanden vervoerd kunnen worden.

Ook een goed vestigingsvermogen kan in twijfel worden getrokken. Aangezien een bosmierkoningin niet voor haar eigen broed kan zorgen is ze voor het koloniseren van een gebied afhankelijk van de hulp van werksters. Meestal zijn dit waarschijnlijk werksters van een andere mieresoort, namelijk *Formica fusca* L., een 'hulpmieresoort' (*Serviformica*-soort) die algemeen voorkomt. Slechts bij uitzondering schijnt een *F. truncorum* koningin ook wel eens te worden geadopteerd door een *F. rufa-* of een *F. polyctena*-volk (Kutter, 1977; Gösswald, 1982). De kans dat een bosmierkoningin in een nest van een andere soort wordt opgenomen is echter zeer gering (Gösswald 1952; Hageman & Schmidt, 1985). Zeker



Fig. 5. Veranderingen in de verspreiding van *Formica truncorum* bij Freiburg; naar Klimetzek 1973; 1. nest, 2. bos (woodland), 3. cultuurland (cultivated land), 4. grens onderzoekgebied (boundary of area).

als er zich verscheidene koninginnen in het nest bevinden, zoals bij *F. fusca* vaak het geval is, zal de vreemde koningin worden verjaagd of gedood. De sterfkans van een jonge stronkmierkoningin die op zoek gaat naar een geschikte nestplaats is dus groot. Met andere woorden: de vestigingskans van *F. truncorum* is klein. Het risico van koninginnen om het ouderlijk nest te verlaten lijkt zo groot dat men zich kan afvragen waarom koninginnen na bevrucht te zijn, niet als regel weer in het moedernest worden

opgenomen. Door bevruchte dochters weer in het nest op te nemen kan de uitsterfkans van de nestbevolking aanzienlijk worden gereduceerd (Mabelis, 1986). Met de toename van het aantal koninginnen neemt allereerst het vermogen toe om het foerageergebied te verdedigen en uit te breiden ten koste van vijandige nabuurvolken (Hölldobler & Wilson, 1977; Mabelis, 1979a; Rosengren, 1985). Ten tweede kunnen polygyne volken dochternesten afsplitsen, waardoor het uitsterfrisico over meer nesten wordt verdeeld.

Nestafsplitsing is een betrekkelijk veilige manier van verbreiding, aangezien de werksters de nieuwe nestplaats uitkiezen en voorbereiden alvorens er koninginnen heen te brengen (Mabelis, 1979a; Rosengren & Pamilo, 1983). Weliswaar verloopt het verbreidingsproces door herhaalde nestafsplitsing betrekkelijk langzaam, aangezien dochternesten doorgaans op korte afstand van het moedernest worden gebouwd, maar de samenhang van de kolonie blijft daardoor langer bewaard. Bovendien is de kans op bevruchting van jonge koninginnen groter naarmate de nesten dichter bij elkaar liggen, te meer daar slechts een deel van de nesten mannetjes voortbrengt.

Een polydome bosmierenkolonie lijkt op een goed samenwerkende familie. Toch kan ook hier concurrentie optreden, zowel tussen de nestpopulaties als tussen de koninginnen binnen een zelfde nest, en het is niet onmogelijk dat dit invloed heeft op de tendens van jonge koninginnen om het nest te verlaten. Voor koninginnen die in het nest blijven, is er in ieder geval geen garantie dat ze (vruchtbaar) nageslacht kunnen voortbrengen; minder dan de helft van de nesten van polydome bosmierenkolonies produceert koninginnen en/of mannetjes (Pamilo & Rosengren, 1983; Luther, 1986; Rosengren et al., 1986; Mabelis ongepubl.) In een heterogene omgeving kan zo'n kolonie zelfs uiteenvallen zodra de volken van elkaar zijn vervreemd door geurverschillen die inmiddels zijn ontstaan (Mabelis, 1979b; Cherix, 1983); ze gaan dan het eigen foerageergebied verdedigen tegen zustervolken. In tijden van voedselschaarste kunnen daarbij zelfs oorlogen uitbreken (Mabelis, 1979b).

Ondanks genoemde voordelen van polygynie is de stronkmier waarschijnlijk in een groot deel van zijn verspreidingsgebied monogyn. Waarom worden dochterkoninginnen in de regel niet in het nest opgenomen? Zou monogynie in het algemeen te prefereren zijn boven een situatie waarin verscheidene koninginnen met elkaar moeten concurreren om de bijdrage aan het nageslacht en zou polygynie slechts onder bepaalde omstandigheden groter biologisch voordeel opleveren? Als zou kunnen worden aangetoond dat een koningin van een monogyn volk gemiddeld meer reproduktieve individuen produceert dan een koningin van een polygyn volk, zou het voordeel van een monogyne strategie al iets begrijpelijker zijn. Een grotere uitsterfkans zou dan door een grotere reproductie gecompenseerd kunnen worden; door meer geslachtsdieren te produceren zou de kolonisatiekans toenemen.

Welke milieuomstandigheden zouden dan bevorderlijk kunnen zijn voor het ontstaan van polygynie? De 3-6 ha grote rotseilanden voor de Finse kust, waar polygyne stronkmierenvolken voorkomen, bieden stabiele woonplaatsen. Een mierenvolk dat een rotsblok als woonplaats bezit kan er in principe lang blijven wonen, al zal het zich enigszins moeten aanpassen aan seizoenveranderingen: een deel van de nesten is alleen 's zomers of 's winters bewoond. Volksverhuizingen vinden regelmatig plaats en van tijd tot tijd fuseren afgesplitste nestpopulaties weer met elkaar (Rosengren et al., 1985). In zo'n situatie is geen sterke controle over het aantal koninginnen te verwachten; een belangrijke voorwaarde voor het ontstaan van polygynie is hiermee vervuld. Het verblijf van dochterkoninginnen in het moedernest of de verbreiding van dochterkoninginnen over de grond naar bijnesten is vooral bij slechte weersomstandigheden waargenomen en zou wel eens meer kunnen bijdragen aan de instandhouding van het genoom van de moederkoningin dan verbreiding door de

lucht, te meer daar de vestigingsmogelijkheden in de omgeving van de eilandjes gering zijn. Voor zover koninginnen bij het uitvliegen niet in zee terecht komen, lopen ze het risico op het vasteland of op een naburig eilandje te worden gedood door een der acht territoriale *Formica*-soorten die in het gebied voorkomen (Vepsäläinen & Piasarski, 1982; Rosengren et al., 1986).

In streken waar het woongebied van de stronkmier daarentegen instabiel is en de omgeving voldoende vestigingsmogelijkheden biedt, zou het wel eens riskanter kunnen zijn om dochterkoninnen weer in het nest op te nemen dan ze te laten uitvliegen. Nestplaatsen als boomstronken en graspollen zijn aan verval onderhevig en onder deze omstandigheden zou de soort zich meer kunnen toeleggen op het koloniseren van woonplaatsen die nog beschikbaar zijn. Dit zou het versnipperde verspreidingsgebied van *F. truncorum* in Centraal Europa kunnen verklaren.

Volgens een tweede hypothese zou het versnipperde verspreidingsgebied kunnen duiden op de aanwezigheid van restpopulaties uit de na-ijstijd. Het gezamenlijke voorkomen met andere boreo-alpine soorten, zoals *Formica exsecta* Nylander (Vepsäläinen & Wuorenrinne, 1978; Buschinger, 1979), *Formica pressilabris* Nylander en *Formica transkaucasica* Nasonov (Mabelis, ongepubl.), ondersteunt deze gedachtengang. Het zou betekenen dat mierenpopulaties zich lokaal erg lang zouden kunnen handhaven.

Met de huidige kennis van veranderingen in de verspreiding van stronkmierennesten kan geen van beide hypothesen worden weerlegd. Het zou dan ook wenselijk zijn om de nesten bij Ommen nauwkeurig in de tijd te vervolgen. Onderzocht zou moeten worden wanneer en waardoor nesten worden verlaten, hoe vaak er nieuwe nesten ontstaan en onder welke omstandigheden de polygyne strategie wordt vervolgd.

Dankwoord

De volgende myrmecologen wil ik hartelijk danken voor het zenden van verspreidingsgegevens van *F. truncorum* uit hun onderzoekgebied: P. H. Boting (Heerhugowaard), A. Buschinger (Darmstadt), W. Czechowski (Warschau), P. Dijkstra (Zandvoort), R. Rosengren (Helsinki), H. J. Waanders (Ommen), H. Wuorenrinne (Espoo), en M. P. Zaayer (Den Haag).

Literatuur

BARONI URBANI, C. & C. A. COLLINGWOOD, 1977. The zoogeography of ants (Hymenoptera, Formicidae) in Northern Europe. – *Acta zool. fenn.* 152: 1-34.

BETREM, J. G., 1960. Formica truncorum F. niet inheems. – *Ent. Ber., Amst.* 20: 130-134.

BONDROIT, J., 1918. Les fourmis de la France et de Belgique. *Ann. Soc. ent. Fr.* 88: 1-174.

BOVEN, J. K. A. VAN, 1977. De mierenfauna van België. *Acta zool. path. antverp.* 67: 1-191.

BRANDT, D., 1980a. The thermal diffusivity of the organic material of a mound of Formica polyctena Foerst. in relation to the thermoregulation of the brood (Hymenoptera, Formicidae). – *Neth. J. Zool.* 30 (2): 326-344.

BRANDT, D., 1980b. Is the mound of Formica polyctena Foerst. in origin a simulation of a rock. – *Oecologia* 44: 281-282.

BUSCHINGER, A., 1975. Die Ameisenfauna des Bausenberges, der Nordöstlichen Eifel und Voreifel (Hym., Formicidae) mit einer quantitativen Auswerkung von Fallengängen. – *Beih. Beitr. Landesplf. Rhld.-Pfalz* 4: 252-273.

BUSCHINGER, A., 1979. Zur Ameisenfauna von Südhessen unter besonderer Berücksichtigung von geschützten und schützwürdigen Gebieten. – *Ber. naturwiss. Ver. Darmstadt* 3: 7-32.

CHERIX, D., 1983. Intraspecifik variations of alarm pheromones between two populations of the red wood ant Formica lugubris Zett. (Hymenoptera, Formicidae). – *Mitt. schweiz. ent. Ges.* 56: 57-65.

COENEN-STASS, D., SCHAARSCHMIDT, B. & LAMPRECHT, I., 1980. Temperature distribution and calorimetric determination of heat production in the nest of the wood ant, Formica polyctena (Hym, Formicidae). – *Ecology* 61: 238-244.

GASPAR, CH., 1970. Hymenoptera, Formicidae. In: *Atlas provisoire des Insectes de Belgique* (J. Leclercq ed.): 15-30. Gembloux.

GÖSSWALD, K., 1952. Ueber Versuche zur Verwendung von Hilfsameisen zwecks Vermehrung der nützlichen kleinen Roten Waldameise. – *Z. angew. Ent.* 34 (1): 1-44.

GÖSSWALD, K., 1982. Artunterschiede der Waldameisen in Aussehen, Lebensweise, Organisation, Verhalten, Nest- und Strassenbau, Oekologie und Vorbereitung. – *Waldhygiene* 14: 161-192.

GÖSSWALD, K., G. KNEITZ & G. SCHIRMER, 1965. Die geographische Verbreitung der hügelbauenden Formica-Arten (Hym., Formicidea) in Europa. – *Zool. Jb.Syst.* 92: 369-404.

HAGEMANN, H. & G. H. SCHMIDT, 1985. Anweiselung von Formica polyctena Förster-Königinnen an ein weiselloses Volk von F. rufa L. – *Waldhygiene* 16: 115-122.

Higashi, S., 1976. Nest proliferation by budding and nest growth pattern in Formica (Formica yessensis) in Ishikari Shore. - *J. Fac. Soc. Hokkaido Univ.* [6, Zool.] 20 (3): 359-389.
Hölldobler B. & E. O. Wilson, 1977. The number of queens: an important trait in ant evolution. - *Naturwiss.* 64: 8-15.
Horstmann, K. & H. Schmid, 1986. Temperature regulation in nests of the Wood Ant, Formica polyctena (Hym., Form.). - *Entomol. gener.* 11 (3/4): 229-236.
Katô, M., 1939. The diural rhythm of temperature in the mound of an ant, Formica truncorum truncorum var.. yessensis Forel, widely distributed at Mt. Hakkoda. - *Sci. Rep. Tohoku imp. Univ.*: 53-64.
Klimetzek, D., 1972. Veränderungen in einem natürlichen Vorkommen hügelbauender Waldameisen der Formica rufa-Gruppe im Verlauf von drei Jahren. - *Ins. Soc.* 19 (2): 1-5.
Klimetzek, D., 1973. Die Variabilität der Standortansprüche hügelbauender Waldameisen der Formica rufa-Gruppe (Hymenoptera: Formicidae). - *Mitt. bad. Landesver. Naturk.* 11 (1): 9-25.
Klimetzek, D., 1981. Population studies on hill building wood ants of the Formica rufa-group. - *Oecologia* 48: 418-421.
Kneitz, G. 1964. Untersuchungen zum Aufbau und zur Erhaltung des Nestwärmehaushaltes bei Formica polyctena Foerst. (*Hym., Formicidae*). Diss., Würzburg.
Kneitz, G., W. Gernert & H. Rammoser, 1961. Hügelbauende Waldameisenn (Formicidae, Gen. Formica) in den Vogesen. - *Waldhygiene* 4: 203-219.
Kutter, H., 1963. Über ein ausserordentliches Vorkommen von Formica truncorum F. Miscellanea myrmecologica IIa. - *Mitt. schweiz. ent. Ges.* 36: 321-324.
Kutter, H., 1977. Formicidae. - *Ins. helv.*. 6: 1-298.
Lange, R. 1958. Die deutschen Arten der Formica rufa Gruppe. - *Zool. Anz.* 161: 238-243.
Luther, A., in druk. The production of sexuals in relation to nest condition and habitat quality in Formica aquilonia Yarrow (Hym., Form.). - *Proc. Congr. int. Un. St. soc. Ins.* 10.
Mabelis, A. A., 1979a. Nest splitting by the red wood ant (Formica polyctena Först.) - *Neth. J. Zool.* 29 (1): 109-125.
Mabelis, A. A., 1979b. Wood ant wars. - *Neth. J. Zool.* 29 (4): 451-620.
Mabelis, A. A., 1984. De verspreiding van rode bosmieren in Nederland. - *Natura* 81 (5): 134-138.
Mabelis, A. A., 1986. Why do queens fly? - *Proc. eur. Congr. Ent.* 3: 461-464.
Mabelis, A. A., P. H. Boting, P. J. Dijkstra & P. M. Zaaijer, 1986. De stronkmier (Formica truncorum Fabricius) toch inheems! (Hymenoptera: Formicidae). - *Ent. Ber. Amst.* 46 (12): 173-175.
Otto, D., 1968a. Zur Verbreitung der Arten der Formica rufa Linnaeus-Gruppe. I Häufigkeit, geographische Verteilung und Vorzugsstandorte der Roten Waldameisen im Gebiet der Deutschen Demokratischen Republik. - *Beitr. Ent.* 18 (5/6): 671-691.
Otto, D., 1968b. Zur Verbreitung der Arten der Formica rufa Linnaeus-Gruppe. II Die Hügelbauenden Formica-Arten in der Sozialistischen Republik Rumänien. - *Beitr. Ent.* 18 (5/6): 693-698.
Pamilo, P. R. Rosengren, K. Vepsäläinen, S. Varvio-Aho & B. Pisarski 1978. Population genetics of Formica ants. I. Patterns of enzyme gene variation. - *Heriditas* 89: 233-248.
Pamilo, P. & R. Rosengren, 1983. Sex ratio strategies in Formica ants. - *Oikos* 40: 24-35.
Preuss, G., 1979. Faunistisch Oekologische Mitteilungen 4. - *Pfälzer Heimat* 30 (4): 125-126.
Ronchetti, G., 1965. Il gruppo Formica rufa in Piemonte, Val d'Aosta e Liguria (Italia Settentrionale). - *Collana Verde* 16: 341-354.
Rosengren, R., 1985. Internest relations in polydomous Formica colonies (Hymenoptera, Formicidae). - *Mitt. dt. Ges. allg. angew. Ent.* 4: 288-291.
Rosengren, R., D. Cherix & P. Pamilo, 1985. Insular ecology of the red wood ant Formica truncorum Fabr. I. Polydomous nesting, population size and foraging. *Mitt. schweiz. ent. Ges.* 58: 157-175.
Rosengren, R., D. Cherix & P. Pamilo, 1986. Insular ecology of the red wood ant Formica truncorum Fabr. II. Distribution, reproductive strategy and competition. - *Mitt. schweiz. ent. Ges.* 59: 63-94.
Rosengren, R. & P. Pamilo, 1983. The evolution of polygyny and polydomy in mound-building Formica-ants. *Acta ent. fenn.* 42: 65-77
Sajo, K., 1908. *Krieg und Frieden im Ameisenstaat*: 5-106. Kosmos, Stuttgart.
Samsinak, K., 1956. Einge interessante Ameisenarten aus dem Elbsandsteingebirge - *Abh. Ber. Staatl. Mus. Tierk. Dresden* 23: 9-13.
Steiner, A., 1924. Über den sozialen Wärmehaushalt der Waldameise Formica rufa var. rufo-pratensis For. - *Z. vergl. Physiol.* 2: 23-56.
Vepsäläinen, K. & B. Pisarski, 1982. Assembly of island ant communities.. - *Ann. zool. fenn.* 19: 327-335.
Vepsäläinen, K. & H. Wuorenrinne, 1978. Ecological effects of urbanization on the mound-building Formica L. species. - *Memorabilia* 29: 191-202.
Wasmann, E., 1909. Zur Kenntnis der Ameisen und Ameisengäste von Luxemburg III. - *Arch. trim. inst. r.. Gr.-duc. Luxembourg* [*phys. nat.*] 4 (3/4): 1-103.
Wolf, H., 1970. Ameisen (Hymn., Formicidae) in Pflanzengesellschaften des rechtrheinischen Schiefergebirges. Dortmunder Beiträge zur Landeskunde. - *Naturrwiss. Mitt.* 4: 24-35.

Geaccepteerd 9.xii.1986.